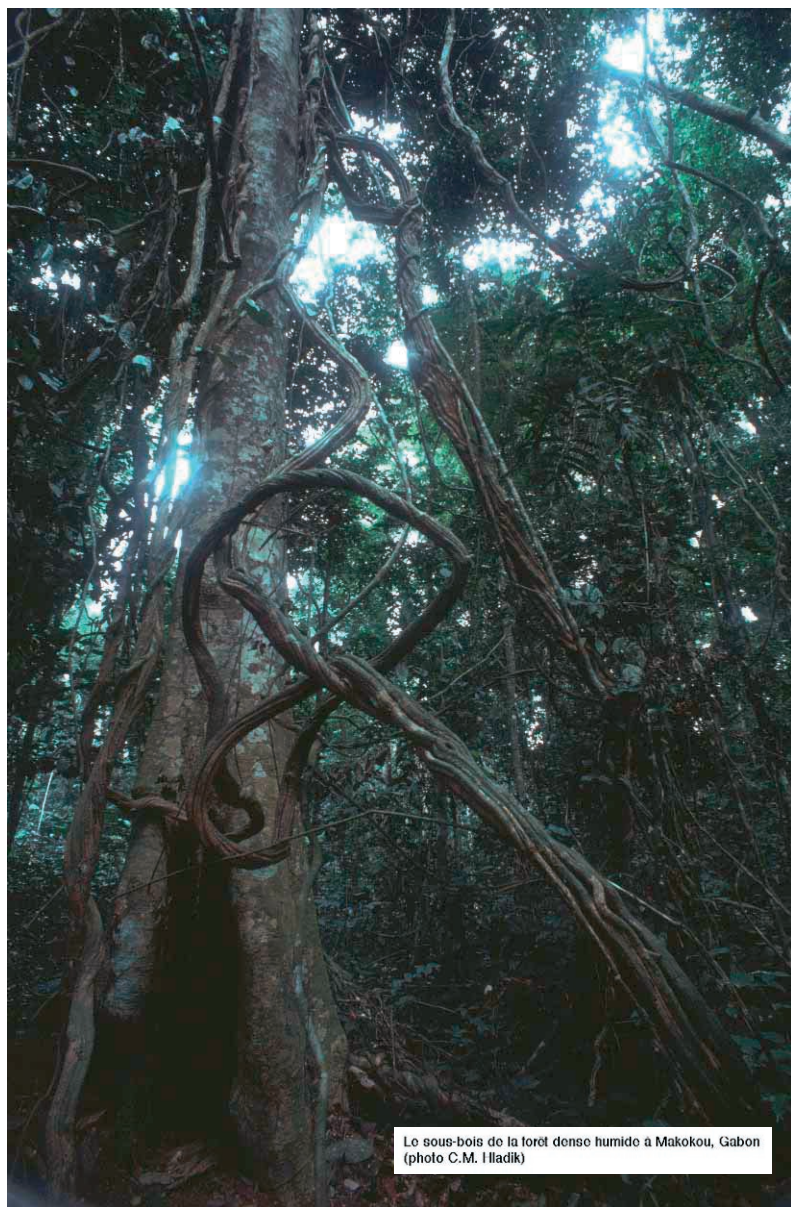


article publié en 1987 :

Hladik, A. & Blanc, P. (1987) — Croissance des plantes en sous-bois de forêt dense humide (Makokou, Gabon). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42 : 209-234



Le sous-bois de la forêt dense humide à Makokou, Gabon
(photo C.M. Hladik)

CROISSANCE DES PLANTES EN SOUS-BOIS DE FORÊT DENSE HUMIDE (MAKOKOU, GABON)

Annette HLADIK* et Patrick BLANC**

La quantité de lumière qui arrive dans le sous-bois des forêts denses humides sempervirentes est très faible (au sol, de l'ordre de 1 % du rayonnement incident), mais elle varie considérablement en fonction de la dynamique de la forêt liée à la formation aléatoire de chablis de taille variable. Les plantes herbacées et les arbustes sont adaptés à ces conditions lumineuses limitantes du sous-bois et y accomplissent leur cycle reproducteur, alors que les jeunes arbres et lianes s'y développent lentement ou restent en phase d'attente jusqu'à l'apparition d'un chablis (Hallé *et al.*, 1978). Ajoutons que les variations macro-climatiques, la dynamique du sol et l'action des animaux participent grandement aux caractéristiques de cet environnement local qui va influencer le développement des plantes dans le sous-bois.

Afin de caractériser ces croissances plus ou moins rapides, nous avons suivi, pendant 5 ans, les arbustes et les jeunes individus d'arbres et de lianes dans le sous-bois de la forêt du Gabon. Les plantes ont été observées sur 2 transects établis de manière comparative au sein de la mosaïque forestière : l'un en sous-bois non perturbé, l'autre dans un petit chablis récent. Les stations de recherches en écologie tropicale, et plus particulièrement les réserves biologiques, offrent cet avantage de pouvoir observer le devenir à long terme des formes vivantes marquées : au Gabon, la station IRET (Institut de Recherche en Ecologie Tropicale), à 10 km au Sud de Makokou, créée en 1968, est devenue une des réserves du programme MAB de l'UNESCO. Elle a été le cadre de nombreuses études de dynamique de populations animales. Les études sur la végétation ont été envisagées d'un point de vue synchronique : âges estimés des chablis (Florence, 1981) et des zones de végétation pour la dynamique des lianes ligneuses (Caballé, 1984). La méthode diachronique (analyse des phénomènes en temps réel) a cependant été utilisée par la mise en place, dès 1971, de parcelles permanentes en forêt pour suivre la croissance des arbres (Hladik, 1982). La présente étude, en apportant des résultats sur la croissance des plantes en sous-bois, complète cette approche diachronique de la dynamique forestière.

Notre analyse porte sur le comportement des plantes : comparaison de la mortalité et de l'accroissement en hauteur des survivants selon leur forme bio-

* Laboratoire d'Ecologie Tropicale (ECOTROP), Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit-Château, F-81800 Brunoy.

** Laboratoire de Botanique Tropicale, Université Paris VI, 12, rue Cuvier, F-75005 Paris.

logique, leur localisation précise au sein des transects et leur hauteur initiale. Il a été également possible d'évaluer, chez les individus les plus jeunes, la fréquence des traumatismes et leur influence sur le comportement, ainsi que la durée de vie moyenne des feuilles à l'aide de mesures successives.

L'ensemble des données recueillies permet une approche quantitative de la dynamique forestière : des différences comportementales apparaissent clairement selon la localisation précise au sein de la mosaïque, la forme biologique, l'espèce, mais aussi l'individu.

I. — TERRAIN D'ÉTUDE ET MÉTHODOLOGIE

Caractéristiques de la station

Ses coordonnées sont les suivantes : 0°31' Nord ; 12°48' Est (au Sud de Makokou, Gabon). Altitude : environ 500 m. Type de sol : ferrallitique xanthique. Pluviosité moyenne : 1 690 mm (de 1951 à 1975). Température moyenne : 23,9 °C (de 1953 à 1975).

Le régime climatique est de type équatorial ; le graphique ombrothermique (Fig. 1) montre l'existence de 4 saisons, mais la grande saison sèche (période du 15 juin au 15 septembre) est en outre caractérisée par une très faible insolation qui entraîne une température plus basse et une faible évaporation. Ainsi, malgré la faible pluviosité totale, la végétation est de type forêt dense humide sempervirente. La forêt étudiée se situe sur un plateau qui surplombe le grand fleuve Ivindo. Des orages souvent très violents arrivent par la vallée de ce fleuve large de plus de un kilomètre au niveau de la station. De ce fait, la forêt est souvent assujettie à des vents violents et semble plus perturbée dans les parties proches du bord du plateau.

Mesure des plantes

L'étude a été mise en place en mars 1980, comme complément au programme de recherche sur la structuration fonctionnelle de la forêt qui comportait l'analyse suivie, floristique et climatique, de plusieurs transects horizontaux et verticaux dans lesquels étaient disposés des capteurs de lumière. Dix parcelles permanentes de 16 m² (4 m × 4 m) ont été délimitées autour de chaque capteur. Cinq d'entre elles étaient situées à J 405 à J 445 selon le système de coordonnées de la station ; cinq autres étaient disposées dans un chablis récent, le long du tronc tombé au sol (localisées de G 700, près de la base du tronc, à G 671 dans le houppier). Dans chacune de ces parcelles, 50 plantes ont été numérotées et étiquetées à la pince Dymo avec un ruban d'aluminium ; au total 500 plantes, jeunes arbres, jeunes lianes et arbustes furent ainsi répertoriées ; ni les très jeunes plantules, ni les herbacées n'ont été prises en compte. Sur les 160 m², tous les individus n'ont pas été relevés ; le chiffre de 50 correspond au nombre d'individus dans la parcelle la moins peuplée.

Chaque plante a été mesurée en hauteur. Chez les plantes à tige unique, cette hauteur correspond à la distance entre la surface du sol et l'apex ; dans le cas des plantes ramifiées, c'est la hauteur de l'apex de la tige principale qui est

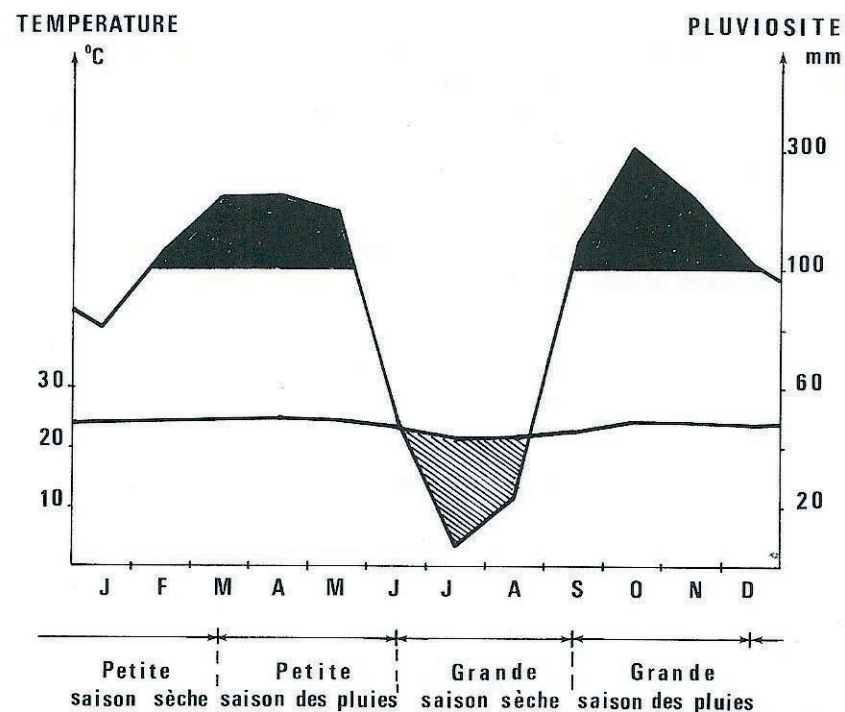


Figure 1. — Graphique ombrothermique de Makokou (station ASECNA) ; moyennes mensuelles de température (1953-1975) et moyennes mensuelles de pluviosité (1951-1975). En noir, quantité de pluies avec changement d'échelle au-dessus de 100 mm (eau de ruissellement, pour l'essentiel) ; en hachuré, délimitation de la grande saison sèche, mais avec les plus basses températures en raison d'une très faible insolation.

mesurée. Les hauteurs initiales varient de 20 cm à 3 m avec de rares individus atteignant 6 m dans le cas des lianes. Les premières mesures de hauteur ont été prises en mars 1980 et les plantes ont été à nouveau mesurées en janvier 1981, en août 1982, en décembre 1983 et enfin en juillet 1985. La durée de l'étude est d'environ 5 ans (64 mois). En décembre 1983, des observations ont été faites sur la nature, la fréquence et les conséquences des traumatismes ; de plus, l'âge de la feuille la plus ancienne a pu être calculé pour un certain nombre d'individus grâce à la succession des mesures des hauteurs ; lorsque les feuilles persistent à une hauteur supérieure à la précédente mesure, leur âge est bien défini ; dans le cas des feuilles persistant à un niveau inférieur, le calcul par extrapolation de la vitesse de croissance donne un ordre de grandeur de la durée de vie. L'arbrisseau *Alchornea floribunda* a été éliminé des mesures, étant donné la complexité de sa multiplication végétative par rejets basaux et marcottages qui entraînent des difficultés à localiser et à mesurer en hauteur les individus initialement marqués.

La plupart des plantes ont été identifiées sur le terrain sans prendre d'échantillons pour ne pas les traumatiser, ceci grâce à la bonne connaissance de la flore de la station. Certaines approximations nécessaires au début de

l'expérience n'ont pu être vérifiées lorsque les individus ont disparu et il est resté environ 5 % d'inconnues (soit 12 individus dans le sous-bois non perturbé et 14 dans le chablis). Pour certaines lianes et certains arbustes, quelques échantillons ont été prélevés en fin d'expérience (juillet 1985), mais le travail d'identification n'a pas été toujours possible au niveau de l'espèce chez les individus stériles (voir dans l'annexe : plus d'une centaine d'espèces pour les 500 individus). Les six listes de plantes du Nord-Est du Gabon servent de références pour le matériel d'herbier numéroté et pour les noms d'auteurs des espèces (Hallé, 1964 et 1965 ; Hallé et Le Thomas, 1967 et 1970 ; Hladik et Hallé, 1973 ; Florence et Hladik, 1980).

Mesure de la lumière

Les variations de la quantité de lumière qui arrive à 1,30 m au-dessus du sol ont été mesurées dans chacune des parcelles à différentes périodes. Nous avons d'abord utilisé des appareils totalisateurs de lumière conçus au laboratoire de Brunoy par G. Pariente et réadaptés aux nouvelles techniques électroniques par H. M. Cooper. Ces appareils sont restés 3 mois en place au cours de la petite saison sèche de 1980 ; ainsi, la lumière qui arrive dans le sous-bois a été totalisée sur une longue période (52 à 68 jours selon la bonne marche contrôlée des appareils). En 1985, 3 autres appareillages de mesure (sondes LCPS, Ecosolaire) ont été placés 3 jours de suite dans les différentes parcelles. Les deux types d'appareils (pyranomètres) captent les radiations de 400 à 1 100 nm et donnent donc une surestimation relative en raison de l'intégration des rouges lointains et proche infra-rouge qui sont faiblement absorbés par le feuillage. Les pourcentages (surestimés) dans les différentes localisations sont calculés après calibrage par rapport à un capteur témoin situé en milieu découvert. La méthode des capteurs-totalisateurs, utilisée sur plusieurs mois permet d'intégrer les variations périodiques de la lumière, aussi bien au cours de la journée (phénomène bien connu des taches de lumière) que selon le temps couvert ou ensoleillé.

II. — ANALYSE GLOBALE DU COMPORTEMENT DES PLANTES

Mortalité

Sur les 500 plantes mesurées en début d'expérience dans les 10 parcelles permanentes, 211 ont pu être retrouvées au terme des 5 années d'étude. Les disparitions ont été progressives, souvent liées à des traumatismes. Cependant, les causes précises n'ont pu être déterminées en raison du grand écart de temps entre chacune des mesures. En dehors des facteurs naturels, abiotiques et biotiques, on doit ajouter le faible impact des passages des chercheurs de la station et la perte de quelques étiquettes ; seuls les individus encore étiquetés sont considérés comme survivants et les taux de mortalité sont donnés par excès. Les résultats comparatifs entre les 2 transects sont présentés dans le tableau I en fonction de la forme biologique des plantes : arbres, lianes ou arbustes.

Sur les 250 individus mesurés dans chaque transect, 127 sont encore vivants (et bien étiquetés) en sous-bois non perturbé, alors qu'il n'en reste que 84 dans le chablis. Le taux de mortalité est donc plus grand dans le chablis

TABLEAU I

Dénombrements et taux de mortalité des plantes des deux transects selon les formes biologiques, entre mars 1980 et juillet 1985.

Les inventaires d'*Alchornea floribunda* sont donnés avec une grande marge d'incertitude (cf. texte).

* Au nombre total d'individus inventoriés en 1980, s'ajoutent 12 indéterminées disparues dans le sous-bois et 14 dans le chablis.

	TRANSECT SOUS BOIS			TRANSECT CHABLIS		
	Inventaires		Taux de mortalité	Inventaires		Taux de mortalité
	1980	1985		1980	1985	
Arbres jeunes	66	41	38 %	50	25	50 %
Lianes jeunes	96	41	57 %	102	29	72 %
Arbustes (sauf <i>A. f.</i>)	51	38	25 %	35	17	51 %
<i>Alchornea floribunda</i>	25	(7)	(72 %)	49	(13)	(73 %)
Totaux et % moyens	238*	127	49 %	236*	84	66 %

(66 %) que dans le sous-bois (49 %). Ceci peut s'expliquer par le fait que certains individus présents au moment de la formation du chablis ont été traumatisés par la chute de l'arbre et que d'autres n'ont pas supporté le changement des conditions mésologiques : lumière plus intense, mais aussi sécheresse plus grande.

Les arbustes montrent la mortalité la plus faible, soit 25 % en sous-bois et 51 % en chablis. La mortalité est sensiblement plus grande chez les jeunes arbres, soit 38 % en sous-bois et 50 % en chablis. La plus forte mortalité se trouve chez les lianes : 57 % en sous-bois et 72 % en chablis.

La faible mortalité des arbustes doit être reliée au fait que la majorité des individus étudiés sont déjà au stade adulte ; par ailleurs, leur mortalité deux fois plus faible en sous-bois témoigne de leur bonne adaptation à ce milieu. Par contre, chez les lianes qui sont loin d'avoir réalisé leur forme lianescente définitive, cette période de transformation morphologique dans les stades jeunes peut correspondre à une moindre résistance expliquant leur forte mortalité. En effet, à partir des effectifs de départ les plus élevés (42 %, soit près de la moitié des 500 individus), on ne retrouve, après 5 ans, que 33 % de lianes. Des relevés effectués sur ce même site confirment la diminution de la proportion de lianes dans les classes d'âge supérieures : 25 % de lianes pour des diamètres supérieurs à 2,5 cm (Emmons et Gentry, 1983) et 14 % pour des diamètres supérieurs à 5 cm (moyenne calculée d'après les nombreux relevés sur 6,16 ha de Caballé, 1986). Curieusement, Caballé postule une forte résistance aux traumatismes des jeunes individus de lianes.

Les taux de mortalité sont aussi analysés selon la classe de hauteur initiale pour l'ensemble des individus des 2 transects, en fonction de chaque forme biologique (Fig. 2). Très peu d'individus avaient été initialement marqués dans la

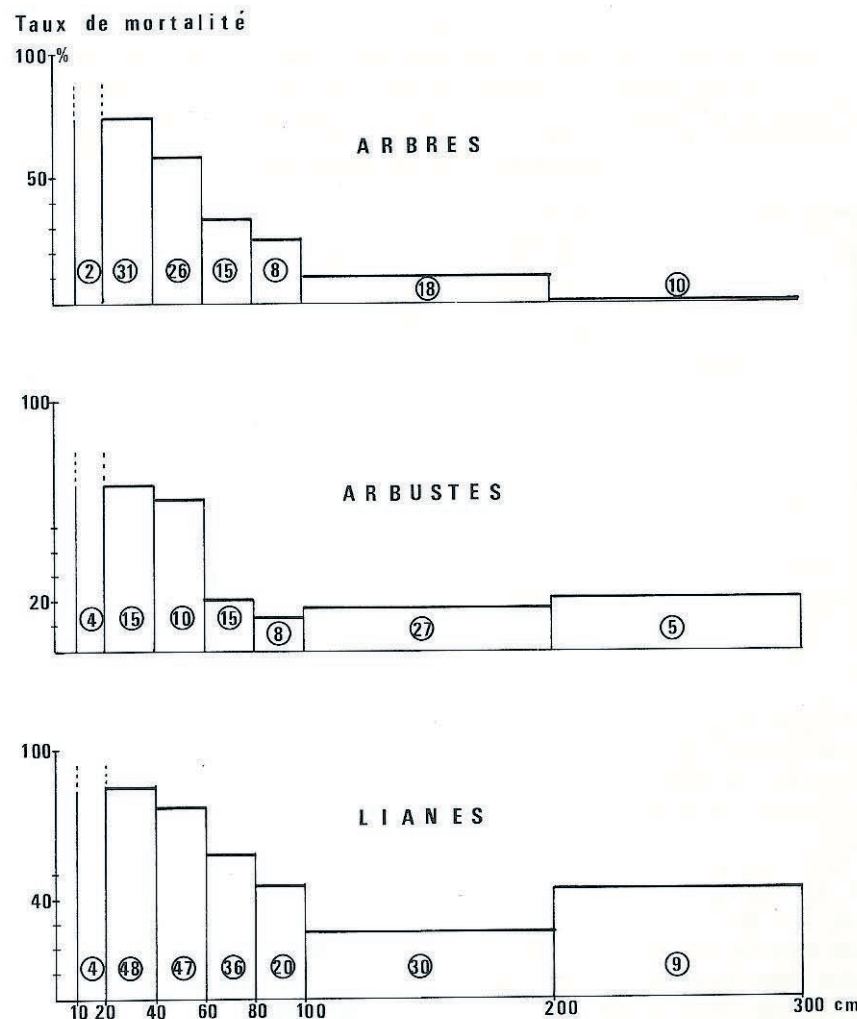


Figure 2. — Taux de mortalité sur une période d'environ 5 ans (64 mois), selon la forme biologique pour chaque classe de hauteur initiale. (n) = nombre initial total d'individus dans chaque classe en 1980.

classe de 10 à 20 cm, et tous sont morts 5 ans après. Dans les quatre classes suivantes de 20 cm, jusqu'à 100 cm, les taux de mortalité sont décroissants. Pour les plantes de plus de 1 m, les taux de mortalité toujours décroissants, ont été calculés par classe plus large en raison des effectifs trop réduits (de 1 à 2 m et de 2 à 3 m).

Les plus forts taux de mortalité chez les plantes basses correspondent à une mortalité importante au stade jeune, phénomène général chez tous les êtres vivants, mais il est intéressant de noter ici les différences de comportement selon les formes biologiques. En effet, la mortalité qui est forte chez les lianes (taux de 85 %) dans la première classe de hauteur, reste forte pour les plantes

de plus de 1 m avec un taux d'environ 40 %. Chez les arbres, le taux de mortalité de départ est moindre (74 %) et tombe à 0 % pour les individus de plus de 2 m, ce dernier chiffre étant peu significatif en raison du très petit nombre d'arbres considérés dans cette dernière classe. Dans le cas des arbustes, le taux de mortalité qui est globalement plus faible (60 % environ dans les 2 premières classes) diminue brusquement pour les individus supérieurs à 60 cm de haut et se maintient à 20 %.

Accroissement des plantes en hauteur

Les taux d'accroissement (Tableau II et III) sont exprimés par rapport à la somme des hauteurs initiales (en 1980) de tous les individus survivants (en juillet 1985), en incluant les quelques rares individus qui ont diminué de hauteur à

TABLEAU II

Taux d'accroissement en hauteur des plantes des deux transects en fonction de l'éclaircissement relatif des différentes parcelles.

La localisation des parcelles est indiquée par les coordonnées de la station IRET. L'éclaircissement relatif correspond à la mesure faite dans les parcelles à l'aide des capteurs totalisateurs placés à 1,30 m au-dessus du sol, par rapport à une mesure de référence en milieu ouvert. Les appareils de mesure de lumière ont été mis en place et contrôlés par H.M. Cooper en 1980 et par C.M. Hladik en 1985.

Localisation des parcelles	Eclaircissement relatif		Taux d'accroissement en hauteur	
	1980	1985	sur n survivants	sur n totaux
TRANSECT SOUS-BOIS				
J 405	2,0 %	6,8 %	23 % n= 26	18 % n= 45
J 415	3,0 %	7,1 %	35 % n= 15	19 % n= 44
J 425	1,9 %	2,8 %	72 % n= 32	53 % n= 45
J 435	4,5 %	3,5 %	29 % n= 22	22 % n= 33
J 445	2,7 %	3,1 %	44 % n= 25	26 % n= 46
moyenne	3,0 %	4,3 %	42 % n=120	28 % n=213
TRANSECT CHABLIS				
G 700	7,8 %	2,8 %	92 % n= 23	59 % n= 43
G 695	13,4 %	2,8 %	185 % n= 14	93 % n= 43
G 687	10,9 %	4,2 %	187 % n= 8	59 % n= 27
G 679	7,1 %	2,7 %	82 % n= 11	41 % n= 31
G 671	3,7 %	3,4 %	56 % n= 15	29 % n= 43
moyenne	8,5 %	3,4 %	107 % n= 71	55 % n=187

la suite de traumatismes. Nous avons également calculé les taux d'accroissement par rapport à la somme de tous les individus initialement répertoriés, afin d'intégrer les phénomènes de mortalité et en montrer l'importance.

Quelle que soit la forme biologique, les accroissements sont environ 2 fois plus importants en chablis qu'en sous-bois non perturbé ; ceci est dû à la faculté pour les individus survivants de bien utiliser la plus forte lumière qui, initialement, arrivait dans le chablis.

Comparaisons des taux d'accroissements en fonction des localisations le long des transects (Tableau II). Le sous-bois analysé présente un minimum d'éclairement relatif voisin de 2 %. Cependant, l'accumulation des taches de lumière peut localement porter ce pourcentage à 4,5 % (point J 435).

Le chablis élémentaire analysé montre des éclaircissements relatifs plus intenses, jusqu'à 13,4 % au point le plus lumineux (G 695). L'ouverture dans la voute était cependant restée très petite car nous constatons que 5 ans après, l'éclairement relatif est redevenu presque caractéristique d'un sous-bois ordinaire. Inversement, dans le transect du sous-bois, au point J 415, toutes les grosses branches d'un *Ficus* étrangleur (*F. macrosperma*) se sont écroulées progressivement de décembre 1983 à mars 1985 et l'éclairement relatif atteint en cet endroit, 7 % environ, en juillet 1985.

En moyenne, il y avait en 1980 plus du double de lumière dans le chablis que dans le sous-bois et, 5 ans plus tard, nous constatons que le taux d'accroissement moyen y est plus que doublé. L'effet de la petite ouverture, par volis, survenue en fin d'expérience, dans le sous-bois « non perturbé », n'est pas encore perceptible mais il est décelable chez certains individus dont nous ferons plus loin la description.

Les taux d'accroissement les plus élevés, 185 % et 187 % correspondent aux deux points les plus lumineux du chablis en G 695 et G 687. En G 671,

TABLEAU III

Taux d'accroissement en hauteur en fonction des formes biologiques des plantes des deux transects.

Le calcul est effectué par rapport à la hauteur cumulée des n survivants et par rapport à la hauteur cumulée des n individus initialement observés.

Taux d'accroissement (n=nombre de survivants)			
	ARBRES	LIANES	ARBUSTES
Sous-bois	41 % n= 41	60 % n= 41	25 % n= 38
Chablis	96 % n= 25	141 % n= 29	65 % n= 17
Taux d'accroissement (n=nombre initial)			
	ARBRES	LIANES	ARBUSTES
Sous-bois	34 % n= 66	27 % n= 96	21 % n= 51
Chablis	64 % n= 50	58 % n=102	38 % n= 35

point le plus éloigné de la trouée dans la voute, l'éclairement relatif est voisin de la moyenne de celui du sous-bois et les taux d'accroissement en hauteur y sont du même ordre de grandeur.

Comparaisons des taux d'accroissement selon les formes biologiques (Tableau III). Les arbustes s'accroissent en hauteur moins vite que les arbres et les lianes (25 % en sous-bois et 65 % en chablis) ; mais en fait, chez les espèces étudiées, un investissement énergétique important est demandé pour la croissance par ramification latérale. Par contre, chez les lianes qui s'accroissent davantage (60 % en sous-bois et 141 % en chablis), certains des individus survivants étaient entrés en phase lianescente, avec peu de ramifications latérales.

Lorsque l'on considère l'accroissement des plantes survivantes par rapport à l'ensemble des plantes initialement présentes (taux d'accroissement total), les valeurs obtenues qui intègrent ainsi la mortalité de chaque forme biologique, vont refléter la construction en hauteur de la forêt dans sa phase de régénération interne. Il est remarquable de constater que, à ce stade, ce sont déjà les arbres qui se révèlent les plus performants en sous-bois (34 % d'accroissement total contre 27 % et 21 % pour les lianes et les arbustes), comme en chablis (64 % d'accroissement total contre 58 % et 38 % pour les lianes et les arbustes).

Comparaisons des accroissements selon les classes de hauteur initiale. Ce sont les plantes les plus basses qui présentent la plus forte mortalité et ce sont elles aussi qui vont s'accroître le moins. Les classes de hauteur utilisées sont de 1 m (soit, en fait, de 20 cm à 100 cm, puis de 1 à 2 m et enfin de 2 à 3 m). Les effectifs au-dessus de 3 m sont trop faibles pour être reportés.

Dans le tableau IV, les variations des accroissements moyens des individus survivants en fonction de la classe de hauteur initiale, sont établies pour les trois catégories de formes biologiques, et sur l'ensemble des deux transects, sous-bois et chablis confondus. Nous constatons que l'accroissement moyen augmente avec la taille moyenne initiale, quelle que soit la forme biologique. Le plus fort accroissement moyen, chez les survivants, se rencontre chez les lianes : 96 cm en moyenne et 57, 143 et 230 cm selon les 3 classes de hauteur. Sur

TABLEAU IV

Accroissements moyens (\bar{x}) des individus survivants (n) en fonction des classes de hauteur initiales et selon les formes biologiques sur une période d'environ 5 ans (64 mois).

Classe de forme biologique	0,2m à 1m		1m à 2m		2m à 3m		Moyenne
	n	\bar{x}	n	\bar{x}	n	\bar{x}	
LIANES	41	57cm	20	143cm	5	230cm	96cm
ARBRES	36	41cm	16	61cm	8	128cm	58cm
ARBUSTES	28	24cm	21	50cm	4	76cm	38cm

une période de 5 ans, on constate donc qu'une liane s'accroît en moyenne du double de sa hauteur initiale quelle que soit celle-ci (au moins dans les premiers mètres). Chez les arbres cet accroissement est moindre, et également progressif : 58 cm en moyenne et 41, 61 et 128 cm successivement. Les arbustes pour lesquels une grande partie de l'énergie est investie dans les tiges latérales se développent peu en hauteur : 38 cm en moyenne et 24, 50 et 76 cm selon les 3 classes de hauteur.

Les traumatismes

La forte mortalité des stades jeunes, comme en témoigne la disparition sur 5 ans de plus de la moitié des individus recensés, peut avoir des causes biologiques ou mécaniques. La nature, la fréquence et l'impact des traumatismes ont été analysés sur de nombreux individus, 4 ans après le début de l'expérience, en fonction du mode de croissance, continu ou rythmique. En fait, il apparaît que la croissance rythmique par *flush* (= unité de croissance de plusieurs pièces foliaires successives à développement synchrone) est très fréquente en forêt dense humide, même dans le sous-bois. La croissance continue se rencontre essentiellement chez les plantes herbacées et des arbustes.

Nature des traumatismes : micro-traumatismes et macro-traumatismes. Deux types de traumatismes peuvent être distingués en fonction de leur impact sur la physionomie et de leurs conséquences sur la vigueur et la survie de la plante. Les macro-traumatismes restent visibles sur les tiges âgées, défeuillées : ils affectent une portion de tige déjà épaissie et lignifiée par activité cambiale, et sont donc situés à une distance de plusieurs centimètres ou dizaines de centimètres sous l'apex. Les micro-traumatismes ne sont pas visibles sur les tiges âgées défeuillées : ils affectent l'apex (méristème terminal et pièces foliaires au stade d'ébauche), donc des tissus primaires non épaissis par activité cambiale. Les micro-traumatismes ne peuvent être observés sur le terrain que lors des phases d'arrêt de croissance (apex nécrosé) ou lors de la reprise d'activité d'un méristème axillaire situé juste sous l'apex nécrosé, alors que les macro-traumatismes, dans la mesure où ils n'ont pas entraîné la mort de la plante, restent visibles au moins une dizaine d'années pour la plupart des plantes étudiées et ce seront les seuls traumatismes comptabilisés sur les 5 années de cette étude.

Les micro-traumatismes semblent très fréquents chez les plantes à croissance rythmique : à la fin du *flush*, l'apex entre en repos et se nécrose ; les causes de la nécrose sont vraisemblablement variées : déshydratation, attaques par des bactéries, virus, champignons, insectes... En fait, la déshydratation serait la cause la plus fréquente de la nécrose, qui interviendrait après l'arrêt de croissance du *flush*, les dernières feuilles assimilatrices développées utilisant l'eau disponible de la tige ; cela rejoindrait les observations de Hallé et Martin (1968) sur *Hevea brasiliensis*. Par contre, chez les plantes à croissance continue, on n'observe généralement pas de nécrose apicale.

Alors que dans le cas des micro-traumatismes, la perte de matériel végétal est très faible, les macro-traumatismes entraînent une importante perte de biomasse, soit à la suite de chocs physiques comme les chutes de branches ou l'action des animaux qui affectent une quelconque partie de la plante, soit à la suite de la nécrose partielle ou totale de la dernière unité de croissance chez les plantes à croissance rythmique.

Fréquence des macro-traumatismes. En premier lieu, on constate que sur 73 individus observés en décembre 1983, 9 ne présentent aucun traumatisme visible sur toute la longueur de leur tige, donc sur une période bien supérieure à 4 ans. Sur ces quatre années 32 individus, appartenant à des arbres et des arbustes, ne sont pas traumatisés. On obtient une estimation de la fréquence des traumatismes en calculant le rapport du nombre de traumatismes en 4 ans sur le nombre de traumatismes total :

— chez les arbustes, $16 / 31 = 0,52$ traumatisme en 4 ans, soit un traumatisme tous les 8 ans ;

— chez les arbres, $26 / 35 = 0,74$ traumatisme en 4 ans, soit un traumatisme tous les 6 ans.

Il apparaît donc que les arbustes sont légèrement moins souvent traumatisés que les jeunes arbres. Ajoutons que les Légumineuses arborescentes examinées n'ont pas été prises en compte, car les traumatismes sont très nombreux chez ces plantes, et séparés de quelques millimètres seulement, ce qui rend leur dénombrement difficile.

Les traumatismes, bien que peu fréquents, marquent physionomiquement la tige et reflètent la lenteur de la croissance de ces plantes ligneuses en sous-bois.

Par ailleurs, lorsqu'on fait le rapport entre le nombre total de rejets et le nombre total de traumatismes ($129 / 110 = 1,2$), on constate qu'à la suite de chaque traumatisme, en général une seule tige prend le relais de la zone apicale détruite. Ce relais unique correspond à un investissement énergétique minimal de la plante pour assurer sa survie. Ce phénomène est directement lié à la faible énergie lumineuse qui arrive en sous-bois et qui impose une vigueur minimale à ces plantes. On constate effectivement que c'est dans le chablis que des rejets supplémentaires apparaissent plus fréquemment (6 sur 15 individus, soit 40 %) que dans le sous-bois non perturbé (14 sur 59 individus, soit 24 %).

Longévité des feuilles

La durée de vie des feuilles a pu être estimée chez les individus petits et peu ou pas ramifiés, sauf chez quelques arbustes à ramification continue. L'estimation de l'âge concerne la feuille la plus âgée, c'est-à-dire celle qui est située le plus bas sur la tige principale. Jusqu'à 5 ans, l'âge est précis, puisqu'il est calculé par rapport à la hauteur de l'apex lors des mesures successives. Au-delà de 5 ans, le chiffre est extrapolé et estimé par rapport à une croissance moyenne annuelle en hauteur.

Une première remarque s'impose lors des observations des individus : sur une même plante, les feuilles ne disparaissent pas de façon régulière et progressive le long de la tige, une feuille pouvant persister plusieurs années de plus que les feuilles suivantes disparues plus précocement ; cela peut être attribué au fait que certaines feuilles subissent des chocs mécaniques ou sont attaquées par des prédateurs ; il est également possible que certaines feuilles persistent plus ou moins longtemps en fonction de la quantité de lumière reçue localement depuis leur formation, selon leur position précise sur la tige.

L'âge de la plus vieille feuille a pu être estimé pour 63 individus et la longévité moyenne, toutes espèces confondues, est de 4 ans. La croissance étant plus forte en chablis, on aurait pu s'attendre à ce que la longévité des feuilles y soit nettement plus faible. Pourtant, nous n'avons constaté qu'une très faible

différence entre la longévité en sous-bois (4,3 ans) et en chablis (3,7 ans). Selon la forme biologique, l'âge moyen des plus vieilles feuilles est légèrement plus grand chez les arbustes (4,4 ans) que chez les jeunes arbres (3,9 ans).

III. — ANALYSE SPÉCIFIQUE

Lorsque nos relevés comprenaient plusieurs individus d'une même espèce, notamment chez les arbustes, nous avons tenté d'analyser les différences de comportement spécifique vis-à-vis de la situation dans la mosaïque forestière (Tableau V), tout en sachant que la variabilité individuelle (Figure 3) est très grande. Quelques autres espèces sont également décrites sur la base de une ou deux observations dans le cas des arbres. Les lianes, à très forte mortalité, exceptée la géophyte *Lavigeria macrocarpa*, n'ont pas été analysées.

TABEAU V

Variations interspécifiques du comportement de quelques arbustes communs, quelques jeunes arbres et une jeune liane à tubercule (Lavigeria macrocarpa).

Comparaison des taux d'accroissement des plantes survivantes (*n*) en sous-bois non perturbé et en chablis, nombre de macro-traumatismes observés sur une période de 4 ans et durée de vie des feuilles estimée sur un petit nombre d'individus (*n*).

	Inventaires		Taux d'accroissement / n survivants		Nombre de macro- traumatismes sur 4 ans	Durée de vie des feuilles
	1980	1985				
			SOUS-BOIS	CHABLIS		
ARBUSTES						
<i>Microdesmis puberula</i>	6	4	45 % n=4	0 %	0	4 à 7 n=3
<i>Napoleona vogelii</i>	11	6	17 % n=2	126 % n=4	0	3,5 n=1
<i>Leptonychia cf. batangensis</i>	9	6	19 % n=4	60 % n=2	0 à 1	3 à 4 n=3
<i>Rinorea sp.</i>	9	6	49 % n=3	51 % n=3	non estimé	non estimé
<i>Chytranthus spp.</i>	7	6	4 % n=6	-	1 à 2	5 et 6 n=2
<i>Rubiaceae</i>	15	12	37 % n=9	23 % n=3	0 à 2	2 à 3 n=4
ARBRES						
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	23	7	6 % n=5	40 % n=2	nombreux	1 à 3 n=5
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	11	6	53 % n=2	74 % n=4	0 à 2	2 et 4 n=2
<i>Dialium pachyphyllum</i>	4	4	45 % n=4	-	non estimé	non estimé
<i>Milletia mami</i>	1	1	-	400 % n=1	0	1 n=1
<i>Heisteria parvifolia</i>	5	4	30 % n=3	150 % n=1	non estimé	4 n=1
<i>Coula edulis</i>	2	2	95 % n=2	-	0	non estimé
<i>Dacryodes klaineana</i>	3	3	30 % n=3	-	1	5 n=2
<i>Santiria sp. I</i>	1	1	12 % n=1	-	non estimé	4 à 5 n=1
<i>Santiria sp. II</i>	2	2	43 % n=1	470 % n=1	1	2 et 3 n=2
<i>Polyalthia suaveolens</i>	4	2	34 % n=2	-	1	4 n=1
<i>Pancovia pedicellaris</i>	7	3	0 %	85 % n=3	0 à 2	3,5 à 7 n=3
LIANE						
<i>Lavigeria macrocarpa</i>	5	5	78 % n=1	157 % n=4	non estimé	4 à 5 n=1

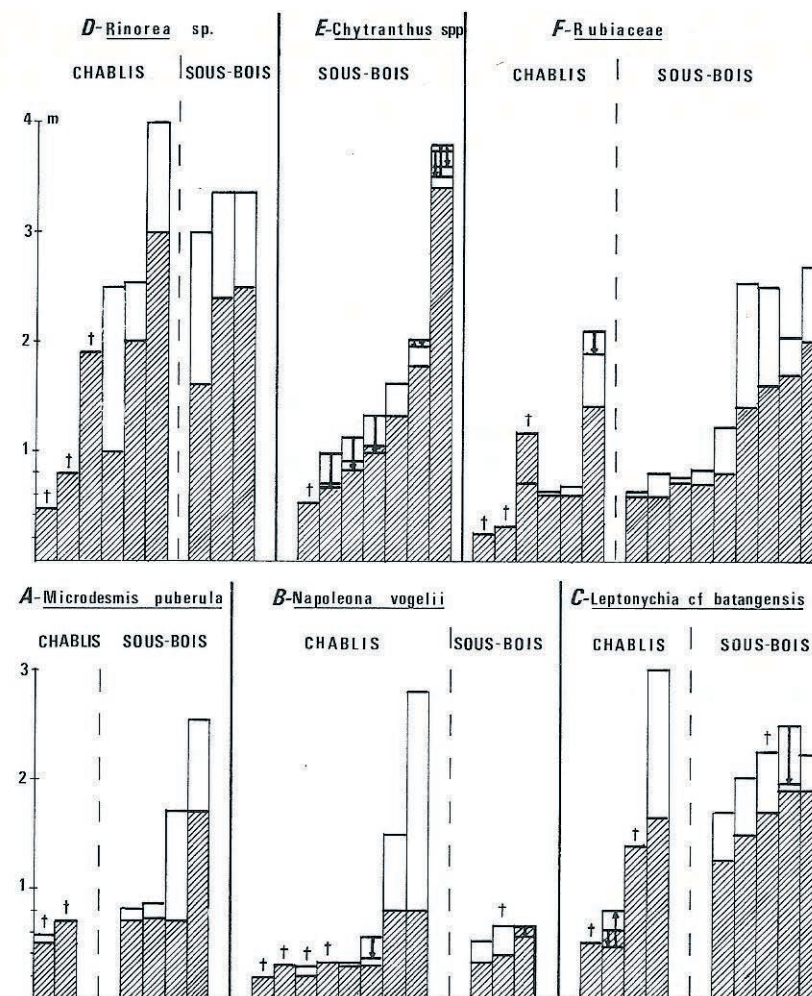


Figure 3. — Variation interindividuelle des accroissements (en m) de quelques espèces d'arbustes selon leur situation dans le sous-bois non perturbé ou dans le chablis ; les flèches indiquent les variations de hauteur dues aux traumatismes au cours des mesures successives ; la hauteur initiale de chaque individu est représentée en hachuré ; une croix indique la mort de l'individu.

— Arbustes

Microdesmis puberula (Pandaceae), *n* = 6 (Fig. 3-A).

Les 2 individus situés dans le chablis de 1979 sont morts, l'un après novembre 1981 et l'autre après juin 1982. Les 4 individus présents dans le sous-bois non perturbé sont tous vivants et ont bien poussé : 45 % d'accroissement moyen durant les 5 ans d'observations, un des meilleurs accroissements pour l'ensemble des arbustes. Cet accroissement est d'autant plus remarquable que, en fait, la ramification est continue (formation d'une tige latérale à chaque aiselle foliaire de la tige principale) et la plante s'accroît beaucoup en volume.

Sur les 4 individus vivants, aucun traumatisme n'a été relevé, les tiges latérales plagiotropes qui se développent pouvant assurer la protection physique de l'axe principal. La durée de vie des feuilles est longue, de 4 à 7 ans ; les tests de recherches d'alcaloïdes dans les feuilles, qui généralement subissent une faible prédation par les animaux, avaient montré une forte réaction positive (Hladik et Hladik, 1977).

Cet arbuste se révèle donc parfaitement adapté aux conditions du sous-bois.

Napoleona vogelii (Lecythidaceae), $n = 11$ (Fig. 3-B).

Les individus de faible hauteur, pour la plupart inférieure à 40 cm, s'accroissent très peu ou meurent dans les deux transects, mais, dans le chablis, l'accroissement apparaît nettement plus fort, jusqu'à 250 % en G 687, un des points les plus lumineux. Cette espèce arbustive possède des tiges latérales plagiotropes, étagées par la croissance rythmique de l'axe principal et, comme *Microdesmis puberula*, ne présente pas de traumatisme sur l'axe principal. La durée de vie des feuilles a été estimée à 3,5 ans sur l'individu qui a le mieux poussé en chablis ; ce chiffre correspond à la moyenne observée chez toutes les espèces présentes dans le chablis.

Leptonychia cf. batangensis (Sterculiaceae), $n = 9$ (Fig. 3-C).

Cet arbuste présente une faible mortalité, surtout en sous-bois, et apparaît peu traumatisé. Alors que les individus en sous-bois s'accroissent faiblement mais régulièrement, il semblerait qu'en chablis la survie s'accompagne d'une forte croissance. Celle-ci est rythmique et le nombre de feuilles par *flush* est très variable (3 à 10 feuilles) selon les individus, et également selon les axes chez un même individu. La durée de vie des feuilles a été estimée de 3 à 4 ans.

Rinorea sp. (Violaceae), $n = 9$ (Fig. 3-D).

Les *Rinorea* sont des arbustes qui présentent une faible mortalité. Etant donnée la grande hauteur de presque tous les individus (environ 3 m), au moment des observations en décembre 1983, les traumatismes n'ont pu être analysés. La croissance est rythmique et le nombre de feuilles par *flush* est variable (de 2 à 6) comme chez les *Leptonychia*. Les pourcentages d'accroissement en sous-bois et en chablis sont semblables (49 % et 51 % respectivement).

Chytranthus spp. (Sapindaceae), $n = 7$ (Fig. 3-E).

La plupart des *Chytranthus* sont des arbustes monocaules, cauliflores. Aucun individu n'était présent dans le transect en chablis. Un seul est mort sur les 7 individus du transect en sous-bois, mais chez ces plantes à croissance rythmique (de l'ordre de 6 feuilles par *flush*), les traumatismes sont très importants ; 3 individus sur les 6 survivants ont diminué de hauteur (figure 3-E). L'accroissement est faible pour les 3 autres (seulement 8 %). La durée de vie des feuilles a été estimée longue de 5 à 6 ans.

Rubiaceae, $n = 15$ (Fig. 3-F).

D'une manière générale, les petites Rubiacées du sous-bois, *Coffea spp.*, *Belonophora spp.*, *Pavetta spp.*, survivent bien sans beaucoup s'accroître (environ 30 % seulement) ; les seuls morts se trouvent en chablis. Les traumatismes

sont assez fréquents (figure 3-F). La durée de vie des feuilles est brève (de 2 à 3 ans) contrairement à la moyenne générale. Les plantes s'accroissent peu, avec des *flushs* réduits à 2 feuilles opposées.

— Arbres

Pentaclethra eetveldeana (Mimosaceae), arbre moyen, $n = 23$.

Cette espèce était la plus représentée initialement avec 23 individus, tous de petite taille (inférieurs à 1 m), mais la mortalité a été très forte (16/23). De plus, l'accroissement des sept survivants a été inférieur à la moyenne générale de cette classe de hauteur. Le pourcentage d'accroissement est seulement de 6 % dans le sous-bois non perturbé, il atteint 40 % dans le petit chablis et pour de jeunes plants de 10 à 20 cm, plantés en pleine lumière, au bout de 3 ans il est déjà de 900 % !, avec des *flush* de 5 à 8 feuilles (S. Miquel, comm. pers.). En forêt, la grande fréquence des traumatismes très faiblement espacés rend leur dénombrement impossible.

Cette Légumineuse Mimosaceae, arbre moyen de la forêt de Makokou, semble être une espèce qui se régénère préférentiellement dans les grands chablis bien éclairés et sans doute selon une périodicité variable comme en témoigne la dynamique de population des arbres plus âgés : durant une période de 7 ans aucun individu n'est mort, mais aucun n'est apparu dans la classe initiale (Hladik, 1982).

En sous-bois, la durée de vie des feuilles est faible, de 1 à 3 ans, ce qui confirme sa tendance à être une espèce héliophile.

Scorodophloeus zenkeri (Caesalpiniaceae), arbre moyen, $n = 11$.

Le pourcentage de mortalité est moyen, 5 individus sur 11 sont morts, en général les plus petits. Les traumatismes sont fréquents mais l'accroissement de cette espèce est nettement supérieur à celui de la légumineuse précédente : 53 % en sous-bois, 74 % en chablis. Par comparaison avec l'étude dynamique d'une population d'individus plus âgés (Hladik, 1982), nous pouvons décrire cette Légumineuse assez commune comme bien en équilibre dans la forêt. La durée de vie des feuilles est assez faible, de 2 à 4 ans.

Dialium pachyphyllum (Caesalpiniaceae), arbre grand, $n = 4$.

Le transect de sous-bois non perturbé comporte 4 jeunes individus (de 1 m à 3,5 m). Après 5 ans aucun de ces individus n'est mort. Le pourcentage d'accroissement moyen est de 45 %. Cette légumineuse semble performante dès les stades jeunes, même en sous-bois, avec la réalisation d'une bonne ramification par enchainements d'axes mixtes orthotropes, puis plagiotropes. La complexité architecturale a rendu impossible l'estimation de la durée de vie des feuilles.

Milletia mannii (Papilionaceae), arbre petit, $n = 1$.

Cette espèce est la seule de notre petit chablis dont le comportement est caractéristique d'une plante de milieu ouvert : pourcentage d'accroissement très grand, de 250 % entre mars 1980 et janvier 1981. La plante a dû germer au moment de la formation du chablis en 1979 ; en mars 1980, elle mesure 32 cm et en janvier 1981 elle atteint 1 m. Ensuite l'accroissement ralentit, mais continue jusqu'en décembre 1983, pour atteindre 400 % (soit 1,60 m de hauteur

maximum). En juillet 1985, la hauteur était la même et nous supposons une mort prochaine due à la fermeture progressive du chablis en G 695 : de 13,4 % de lumière incidente en 1980 à 2,8 % en 1985. La croissance très rapide s'effectue en 2 *flushs* par an, de 4 à 7 feuilles chacun, avec une durée de vie des feuilles très brève inférieure à 1 an.

Heisteria parvifolia (Olacaceae), arbre moyen, n = 5.

Sur les 2 individus du chablis, l'un très petit (24 cm) meurt, l'autre de 2 m s'accroît très fortement : 150 %. En sous-bois, aucun des 3 individus ne meurt ; ils sont peu traumatisés, mais l'accroissement moyen est faible : 30 %. La durée de vie des feuilles est supérieure à 4 ans. Cette espèce semble être en équilibre dans la forêt avec tendance à une meilleure croissance en chablis.

Coula edulis (Olacaceae), arbre moyen, n = 2.

Cette espèce a la particularité de rejeter assez fréquemment (Alexandre, *comm. pers.*) : un des 2 individus du transect du sous-bois, en J 425, qui mesure initialement 3 m de haut, est un rejet déjà gros de 4,5 cm de diamètre et son taux d'accroissement en 5 ans est le plus grand de tous les arbres de cette hauteur initiale (presque 120 %) ; il ne présente aucun traumatisme. Le deuxième individu, issu de plantule, a très peu poussé (30 % d'accroissement).

Dacryodes klaineana (Burseraceae), arbre moyen, n = 3.

Pour cette espèce, la mortalité est nulle, comme d'ailleurs pour l'ensemble des 4 espèces de la famille des Burseraceae, abondante dans la forêt de Makoukou (aucun mort sur 7 individus). Les 3 individus de *Dacryodes klaineana* se trouvent en sous-bois. Le taux d'accroissement moyen est faible (30 %), mais l'individu situé en J 415 où est apparu le volis, causé par la chute des branches du *Ficus*, a poussé plus rapidement avec l'augmentation de lumière. La durée de vie des feuilles est longue, de l'ordre de 5 ans ; un seul macro-traumatisme a été noté.

Santiria sp. I et sp. II (1) (Burseraceae), arbres moyens, n = 3.

L'espèce *Santiria* sp. II se révèle très performante dans le petit chablis : un individu de 70 cm de hauteur initiale en mars 1980, situé au point G 695, le point le plus lumineux du chablis, s'accroît de 200 % en janvier 1981 c'est-à-dire presque autant que *Milletia mannii*, mais à l'inverse de cette espèce, le jeune *Santiria* sp. II continue de croître beaucoup pour atteindre, en juillet 1985, 4 m de haut (soit 400 % d'accroissement, le plus fort des taux observés chez les arbres). Le deuxième individu *Santiria* sp. II, en un point peu lumineux, a une croissance beaucoup plus faible, de 43 %. Quant au jeune *Santiria* sp. I, situé à côté de ce dernier, il ne s'accroît que de 12 %. La plus grande vigueur des *Santiria* sp. II par rapport aux *Santiria* sp. I avait été constatée chez les individus plus âgés (Hladik, 1982).

La durée de vie des feuilles est longue, de 4 à 5 ans, chez *Santiria* sp. I et courte, de 2 à 3 ans, chez *Santiria* sp. II, ce qui confirme la tendance héliophile chez cette deuxième espèce.

Polyalthia suaveolens (Annonaceae), arbre moyen, n = 4.

Deux jeunes individus sur quatre sont morts. Aucun ne se trouvait dans le chablis. Le taux d'accroissement moyen est faible, 34 %, avec peu de traumatismes. La durée de vie des feuilles est moyenne, de 4 ans. Cette Annonaceae est un arbre moyen assez fréquent dans la forêt de M'passa (sur 400 m², 25 individus supérieurs à 5 cm de diamètre) mais de croissance lente.

Pancovia pedicellaris (Sapindaceae), arbre moyen, n = 7.

La mortalité est assez grande : 4 individus sont morts sur 7, dont les 4 initialement présents dans le sous-bois. Sur les 3 survivants, on constate deux forts accroissements dans le chablis, avec des comportements très variables quant à la durée de vie des feuilles, de 3,5 à 7 ans.

Lavigeria macrocarpa (Icacaceae), liane, n = 5.

Nous constatons chez cette liane une mortalité nulle au bout de 5 ans, contrairement à toutes les autres espèces de lianes sans exception. *Lavigeria macrocarpa* présente la particularité de posséder un tubercule assez profond dans le sol. Cette stratégie semble tout à fait adaptée à un mode de survie exceptionnelle dans le sous-bois des forêts denses, le nombre d'individus par hectare atteignant 293 (Hladik *et al.*, 1984).

La croissance se fait par *flushs* avec des perturbations très fréquentes dont l'analyse sur le terrain demanderait un suivi dans le temps. Le taux d'accroissement est élevé, 78 % en sous-bois et 157 % en chablis.

Cette analyse comparative des taux d'accroissement de plusieurs espèces montre que le chablis, grâce aux meilleures conditions lumineuses, permet l'expression des potentiels de croissance de certaines espèces, comme *Santiria* sp. II et le blocage total des espèces strictement adaptées au sous-bois comme *Microdesmis puberula*. Dans le sous-bois non perturbé, les variations interspécifiques sont moins marquées.

IV. — DISCUSSION

A l'inverse des aspects spectaculaires de la luxuriance de la végétation tropicale des bords de routes ensoleillés, la croissance des plantes dans le sous-bois des forêts denses est lente. La présente étude, effectuée sur 2 lots comparatifs de plantes en place le long de 2 transects dans la forêt, l'un en sous-bois non perturbé, l'autre dans un petit chablis nouvellement formé, nous a permis de quantifier les phénomènes de croissance en hauteur, de mortalité, de traumatismes et de longévité des feuilles durant une période de 5 ans. Le chablis a été choisi petit avec des faibles modifications lumineuses pour ne pas entraîner trop de perturbations létales et permettre une analyse fine des comportements des plantes. Dans un grand chablis, au contraire, des modifications importantes apparaissent avec notamment l'introduction d'un grand nombre d'individus d'espèces pionnières. Toutefois, l'hétérogénéité initiale dans la mosaïque forestière entraîne une différence de la composition floristique des 2 transects qui ne comportent que 10 espèces communes chez les 44 espèces d'arbres, 7 communes chez les 30 arbustes, et environ 10 chez les 31 lianes.

(1) Pour le genre *Santiria*, créé en 1948 par A. Aubréville, confusion de deux espèces sympatriques.

La croissance des espèces des forêts denses a été étudiée par les forestiers chez les essences d'intérêt économique car se posait le problème de leur régénération après les éclaircies d'exploitation ; mais il s'agit davantage de la définition du « tempéramment » de ces espèces à partir de l'analyse démographique de leurs populations en forêt (ou de leur installation dans les recrues forestières) que de la mesure de croissance de jeunes plantes, sauf lors des quelques cultures expérimentales menées en pépinières plus ou moins ombragées (citons en exemple, pour les espèces africaines : Jones, 1950 ; Ross, 1954 ; Pieters, 1961 ; Wadsworth et Lawton, 1968 ; Rollet, 1974). Dans le cadre des études d'écologie forestière, les espèces observées sur le terrain sont choisies en fonction de leur rôle dans la forêt en rapport avec leur fréquence, leur exigence en lumière, leur mode de dissémination, leur survie et leur résistance à l'herbivorie. Ainsi, l'analyse du « comportement en temps réel » apporte une meilleure compréhension du développement des plantes dans leurs rapports avec les facteurs biotiques et abiotiques au sein de la mosaïque forestière. Ce sont les très jeunes plantules qui sont le plus souvent suivies sur des périodes relativement courtes, de 1 à 2 ans (Augsburger, 1984 ; Becker, 1983 ; revue de Clark et Clark, 1983), parfois ce sont des plantes déjà bien installées, des *saplings* (Coley, 1983, a et b) et sur des périodes plus longues, 4 ans (Becker et Wong, 1985) et 6 ans (Brokaw, 1985). Les seules espèces africaines suivies dans cette optique sont *Turraeanthus africana* (Meliaceae), qui a été étudiée dans sa phase d'installation dans la mosaïque forestière pendant 3 ans par Alexandre (1977), ainsi que *Tarrietia utilis* (Sterculiaceae) en lisière comparativement à quelques autres espèces de forêt considérées dans leur ensemble sur une période de 3 ans et demi (Alexandre, 1986).

L'intérêt de notre étude est de considérer séparément les diverses espèces selon leur forme biologique (arbre, arbuste ou liane) et de les suivre comparativement durant une longue période et sur une série de surfaces-échantillons. Les jeunes plantules, stades initiaux à trop forte mortalité n'ont pas été prises en compte.

Mortalité, traumatisme et croissance

La durée des observations a porté sur une période d'environ 5 ans (64 mois), avec un taux global de mortalité de 58 %. Cette mortalité qui dépasse 10 % par an, est vraisemblablement comptabilisée par excès, car certaines étiquettes ont pu se détériorer ou être enlevées par des animaux ; certaines espèces, comme *Alchornea floribunda*, dont la croissance est rapide bien que difficilement évaluable autrement qu'en observation continue, ont pu être étiquetées sur des tiges qui ont disparu au cours du temps pour être remplacées par des relais basaux. Cependant, dans une autre forêt dense, en Côte d'Ivoire, Alexandre (1986) trouve le même ordre de grandeur, 32 % sur 43 mois, soit 8,8 % par an.

Le taux de mortalité est toujours plus fort en chablis où la moitié des individus meurent chez les arbres et les arbustes, et les trois quarts chez les lianes. En sous-bois, ce taux est plus bas chez les arbustes et les arbres (25 % et 38 % respectivement), mais il atteint 57 % chez les lianes. Notre analyse montre une mortalité décroissante des jeunes individus lorsque la hauteur initiale de la plante est plus grande, et met en relief des différences importantes selon la forme biologique. Un plafond de mortalité (20 %) est atteint par les populations d'arbustes dès 60 cm de hauteur ; beaucoup d'espèces arbustives de cette

taille sont déjà au stade adulte, ce qui n'est évidemment pas le cas des arbres et des lianes. Cette rupture dans la courbe de mortalité des arbustes pourrait correspondre au palier observé sur la courbe représentant l'encombrement du sous-bois mesuré par Dubost (1974), qui fait l'hypothèse que la diminution d'encombrement à cette hauteur détermine la hauteur des animaux se déplaçant alors plus facilement dans le sous-bois de la forêt. Nous pouvons faire l'hypothèse inverse sur l'influence du passage des animaux qui entraînent des traumatismes jusqu'à cette hauteur, qui font que les arbustes meurent davantage. Vu sous l'angle de la coévolution, il est vraisemblable que ces deux processus soient complémentaires.

Alors que les plantes meurent en plus grand nombre dans le chablis, les survivants présentent des taux d'accroissements 2 fois plus importants, même chez les arbustes. Cette vigueur générale plus forte en chablis apparaît également dans les réactions aux traumatismes, avec formation de rejets supplémentaires, alors qu'en règle générale un seul rejet apparaît en sous-bois. Il ressort de notre analyse que la croissance est d'autant meilleure que la jeune plante est plus grande.

A Makokou, l'accroissement moyen des jeunes arbres dans le sous-bois est de 8 cm par an (calculé sur 5 ans). Cette valeur est supérieure à celle observée dans d'autres forêts denses : 2,5 cm par an chez *Turraeanthus africana* (Alexandre, 1977, calculé sur 3 ans), 5 cm par an chez *Trichilia cipo* (Coley, 1983 a, calculé sur 2 ans) et 7,1 cm par an chez *Shorea leprosula* comparativement à 4,5 cm par an chez *Shorea maxwelliana* (Becker, 1983, calculé sur 2 ans). Dans le petit chablis, l'accroissement moyen des jeunes arbres atteint 16 cm par an. Chez 21 espèces d'arbres de forêt (*persistent species*), Coley (1983 b) obtient la valeur moyenne de 37 cm par an dans des chablis de taille variable. On est loin des performances des espèces pionnières dans les grands chablis : 10 m pour un Balsa, *Ochroma pyramidalis* (Coley, 1983 b), presque 7 m pour un *Trema micrantha* (Brokaw, 1985). La moyenne annuelle dans un grand chablis est pour d'autres espèces de 2 m environ. Au point le plus lumineux de notre petit chablis, les meilleurs accroissements sont chez deux arbres, *Santiria* sp. II et *Heisteria parvifolia*, respectivement 62 cm et 56 cm par an, et chez deux lianes *Lavigeria macrocarpa* et *Manniophyton fulvum*, respectivement 87 cm et 100 cm par an.

Production de feuilles

Les variations de comportement des plantes (mortalité, accroissement ou traumatisme) telles que nous venons de les mettre en évidence selon leur localisation, ne se retrouvent pas dans le calcul de la durée de vie des feuilles. Une durée longue, en moyenne de 4 ans, caractérise les plantes dans le sous-bois de la forêt, quel que soit leur type biologique. Les différences sont faibles entre moyenne du sous-bois et moyenne du chablis d'une part, et entre moyenne des arbres et moyenne des arbustes d'autre part. Par contre, des différences spécifiques sont nettes comme dans le cas des petites Rubiaceae arbustives du sous-bois, de certaines légumineuses et bien sûr de l'espèce pionnière *Milletia mannii*, pour qui la durée de vie des feuilles est courte (de 1 à 3 ans). Elle est nettement supérieure à la moyenne de 4 ans chez les arbustes comme *Microdesmis puberula* et les divers *Chytranthus*, et chez des arbres comme *Dacryodes klaineana* et *Heisteria parvifolia*. Dans le cas du petit arbuste *Ritchiea* sp., la durée de vie des feuilles atteint probablement 10 ans, ce qui n'est peut-être pas excep-

tionnel puisque Mc Key (1984) trouve 7 ans chez le petit arbre myrmecophile *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae).

En ce qui concerne le nombre moyen de nouvelles feuilles formées par an, la variabilité individuelle est très grande. Pendant la période de Décembre 1983 à Juillet 1985, sur 36 individus, nous avons noté une production variant de 0 à 11 feuilles chez un *Dacryodes klaineana* en pleine croissance, avec une moyenne de 4,5, soit environ 3 feuilles par an. Le travail préliminaire de Bentley (1979) confirme cette grande variabilité individuelle, avec également une moyenne annuelle de 3 feuilles produites.

Chez la plupart des plantes observées, les feuilles sont émises par *flushs*. Le nombre de feuilles par *flush* est lui-même variable, de 2 à 7, aussi bien en fonction de l'espèce que de la position des branches chez un même individu. Une différence assez nette quant au nombre de *flushs* pendant la durée des observations, apparaît entre les 2 sites d'études : dans le sous-bois, on trouve une moyenne de 1 *flush*/an ($n = 11$) qui semble correspondre à la plus grande saison des pluies, alors qu'en chablis la moyenne est de 1,5 *flush*/an ($n = 6$), ce qui laisse supposer la possibilité de produire un second *flush* pendant la petite saison des pluies. Il semble cependant, qu'il n'y ait pas toujours synchronisation entre ces poussées foliaires et les saisons, comme en témoigne la variabilité observée à un moment donné dans le stade de développement des *flushs*, soit sur un individu, soit sur les différentes branches d'un même individu. Dans cette même forêt de Makokou, l'observation de nombreux arbres adultes avait mis en évidence la présence de 2 pics de foliation en saison des pluies ; il existe cependant une possibilité de formation de nouvelles feuilles tout au long de l'année, tout particulièrement pour quelques espèces de grands arbres décidus à des périodes différentes selon les espèces et, parfois, selon les individus d'une même espèce (Hladik, 1978). Dans le sous-bois, les plantes ne sont pas décidues et la durée de vie des feuilles est longue ; ce caractère est lié aux conditions limitantes de différents milieux : faible lumière, stress hydrique, etc. (Chabot et Hicks, 1982).

Lumière et écophysiologie des plantes dans le sous-bois.

La quantification de l'intensité lumineuse dans le sous-bois des forêts denses a fait l'objet de nombreuses études dont une mise au point récente a été faite par Alexandre (1982, a). En Amérique tropicale, les études se font actuellement à l'aide des quantomètres Li-185 (Li-Cor Inc.) qui mesurent entre 400 et 700 nm le *photon photosynthetic flux density* (PPFD, exprimé en $\mu \text{ mol/m}^2/\text{s}$, voir notamment Chadzon et Fetcher, 1984, a). Ces appareils évitent la surestimation en rouge lointain et proche infra-rouge, due à l'absorption différentielle du couvert végétal, que l'usage de nos capteurs a entraînée. Les études du spectre font par ailleurs l'objet d'analyse détaillée (H. M. Cooper, *en préparation* sur notre terrain d'étude ; Chadzon et Fetcher, 1984, b).

Ces données sur la lumière servent de base aux études écophysiologiques des plantes dans le sous-bois. Les premiers travaux ont été réalisés *in situ* dans les forêts de Queensland (Australie) sur des plantes qui effectuent leur cycle en sous-bois et plusieurs caractères adaptatifs ont pu être soulignés (Boardman, 1977). Le problème de la performance photosynthétique des plantes dans les conditions lumineuses limitantes dans le sous-bois des forêts denses fait partie des priorités de recherche comme l'ont souligné Bazzaz et Pickett, 1980, Mooney *et al.*, 1980. Récemment, des mesures ont été effectuées dans différentes

forêts d'Amérique Tropicale (Mooney *et al.*, 1984). Pour sept espèces d'arbres à exigences lumineuses variables, étudiées par ailleurs en phytotron (Oberbauer et Strain, 1984), les seuils de saturation photosynthétique varient de $500 \mu \text{ mol/m}^2/\text{s}$ à $1\,500 \mu \text{ mol/m}^2/\text{s}$, ce qui correspond à environ 30 à 100 % d'éclairement relatif. D'autres auteurs ont mis en évidence des seuils beaucoup plus bas de l'ordre de 3 % (Koyama *in* Mooney *et al.*, 1984). La valeur absolue des seuils de saturation photosynthétique reste cependant difficilement comparable entre ces diverses études en raison du grand nombre de paramètres qui interviennent. Sur notre site d'étude, les arbustes supposés adaptés aux conditions lumineuses du sous-bois, expriment une plus forte croissance dans le petit chablis, ce qui laisse supposer que le seuil de saturation est, pour ces espèces, loin d'être atteint en sous-bois non perturbé.

Les plantes de la forêt tropicale ont été classées selon deux comportements extrêmes, héliophile et sciaphile. En fait, tout un continuum existe et plusieurs auteurs ont essayé de trouver des catégories intermédiaires en différenciant les exigences des plantes au cours de leurs différentes périodes de développement (par exemple, Whitmore, 1978 et Alexandre, 1982, b). En réalité, pour les espèces sciaphiles, il serait préférable de parler d'espèces tolérantes à l'ombre (*shade tolerant species*) puisque toutes les espèces arborescentes que nous avons observées ont poussé en sous-bois non perturbé, et davantage dans le petit chablis. Le terme extrême « sciaphile » ne devrait s'appliquer qu'à quelques espèces, arbustes ou herbacées, ne supportant pas l'augmentation de l'intensité lumineuse d'un petit chablis, comme l'arbuste *Microdesmis puberula*. En dehors de la capacité photosynthétique, d'autres caractères morphologiques ou physiologiques (Blanc, 1986) permettent aux plantes du sous-bois d'optimiser l'utilisation de la faible lumière. C'est tout un ensemble de caractères qui entraîne la diversité comportementale mise en évidence par notre analyse.

Ces performances différentielles des nombreuses espèces des forêts denses doivent être précisées pour être mises à profit dans les divers projets de gestion de l'environnement ou d'utilisation spécifique allant de l'usage alimentaire à la création d'espaces ornementaux. Les forêts tropicales peuvent ainsi être manipulées par élimination sélective au bénéfice des espèces les plus rentables ou bien recomposées en ensembles agroforestiers (Miquel et Hladik, 1984) dont le biovolume devrait, à l'image des systèmes naturels, inclure beaucoup de ces catégories intermédiaires entre le groupe des *shade tolerant* et les pionniers héliophiles, afin d'optimiser le rendement global.

SUMMARY

The growth of tree saplings, juvenile lianas, and understorey shrubs was studied in a rain forest of north-east Gabon from 1980 to 1985. Five hundred individual plants belonging to more than one hundred species were marked along two transects, one located inside the undisturbed forest, and the other in a recent tree gap. The mortality of these plants during the 64 months' time interval, the growth in height, the percentage occurrence of traumas, and the average leaf lifespan, were measured.

The mortality of shrubs was lower (25 % in the understorey, and 51 % in the tree gap), than that of tree saplings (38 % and 50 % respectively), and of

juvenile lianas (57 % and 72 % respectively). The overall mortality was higher in the tree gap (66 %) than in the undisturbed forest (49 %). The tallest individuals suffered a lower mortality than the smallest ones.

The overall growth increment of young plants in the tree gap was twice that of the plants in the undisturbed forest. The lianas displayed the best growth increment, followed by tree saplings. At the community level, however, the handicap of a slower growth rate for the trees is offset by the higher mortality rate of lianas.

The traumas observed in surviving individuals were, in 1985, slightly more frequent on the tree saplings than on shrubs, one replacement shoot was formed on the injured plants of the understorey, while extra new shoots were more frequent on plants of the tree gap. The average lifespan of leaves was 4.4 years in undisturbed forest, and 3.7 years in the tree gap ; it is slightly longer in shrubs than in trees. The maximum leaf lifespan estimated was 10 years.

It can therefore be concluded that growth rates vary a great deal from species to species in the rain forest studied. These variations are, however, limited in the understorey, owing to the long « resting periods » of many species. In a tree gap, many shrub species can die out, but the trees benefit from better growth conditions.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement les deux chercheurs qui ont initié ce travail en 1980 : H. M. Cooper, responsable, dans notre programme sur la structuration fonctionnelle de la forêt, des études sur la lumière et J. Meyer, étudiant de l'Institut Forestier de Wageningen qui a marqué les 500 plantes avec l'aide de Augustin Mougazi, assistant en botanique à l'IRET (Institut de Recherche en Ecologie Tropicale) de Makokou. Nous remercions également les autorités gabonaises en la personne du Directeur de l'IRET, Mr. le Professeur P. Posso qui a autorisé la continuité du travail, ainsi que C. M. Hladik et F. Hallé pour leur participation aux discussions dans l'élaboration du manuscrit. Les missions successives ont été financées par le laboratoire ECOTROP du C.N.R.S.

RÉFÉRENCES

- ALEXANDRE, D. Y. (1977). — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire : *Turraeanthus africana* Pellegrin. *Oecologia plantarum*, 12 : 241-262.
- ALEXANDRE, D. Y. (1982 a). — Etude de l'éclairement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 3 : 407-447.
- ALEXANDRE, D. Y. (1982 b). — Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea*, 37 : 579-588.
- ALEXANDRE, D.Y. (1986). — Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï (Côte d'Ivoire). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série Zoologie*, 132 : 193-200.
- AUGSPURGER, C.K. (1984). — Light requirements of neotropical tree seedlings : a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology*, 72 : 777-795.
- BAZZAZ, F.A. (1984). — Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. In : *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, Medina E., Mooney H.A. et Vasquez-Yanes C. (Eds.), Junk Publishers, The Hague : 233-243.
- BAZZAZ, F.A. et PICKETT, S.T.A. (1980). — Physiological ecology of tropical plants succession : a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11 : 287-310.
- BECKER, P. (1983). — Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of *Shorea* seedlings. In : *Tropical rainforest : ecology and management*, Sutton, S.L., Whitmore, T.C. et Chadwick, A.C. (Eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford : 241-252.
- BECKER, P. et WONG, M. (1985). — Seed dispersal, seed predation and juvenile mortality of *Aglaia* sp. (Meliaceae) in lowland Dipterocarp rainforest. *Biotropica*, 17 : 230-237.
- BENTLEY, B.L. (1979). — Longevity of individual leaves in a tropical rain forest understory. *Annals of Botany*, 43 : 119-121.
- BLANC, P. (1986). — Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae : implications écologiques. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série Zoologie*, 132 : 263-272.
- BOARDMAN, N.K. (1977). — Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28 : 355-377.
- BROKAW, N.V.L. (1985). — Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66 : 682-687.
- CABALLÉ, G. (1984). — Essai sur la dynamique des peuplements de lianes ligneuses d'une forêt du Nord-Est du Gabon. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 39 : 3-35.
- CABALLÉ, G. (1986). — *Sur la biologie des lianes en forêt gabonaise*. Thèse d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 341 pp.
- CHABOT, B.F. et HICKS, D.F. (1982). — The ecology of leaf lifespans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13 : 229-259.
- CHADZON, R.L. et FETCHER, N. (1984 a). — Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72 : 553-564.
- CHADZON, R.L. et FETCHER, N. (1984 b). — Light environment of tropical forests. In : *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, Medina, E., Mooney, H.A. et Vasquez-Yanes, C. (Eds.), Junk Publishers, The Hague : 27-35.
- CLARK, D.A. et CLARK, D.B. (1984). — Spacing dynamics of a tropical rainforest tree : evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist*, 124 : 769-788.
- COLEY, P.D. (1983 a). — Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology*, 64 : 426-433.
- COLEY, P.D. (1983 b). — Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53 : 209-233.
- DUBOST, G. (1979). — The size of African forest artiodactyls as determined by the vegetation structure. *African Journal of Ecology*, 17 : 1-17.
- EMMONS, L.H. et GENTRY, A.H. (1983). — Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile tailed vertebrates. *The American Naturalist*, 121 : 513-524.
- FLORENCE, J. (1981). — *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse 3^e cycle, Université de Strasbourg, 260 pp.
- FLORENCE, J. et HLADIK, A. (1980). — Catalogue des Phanérogames du N.-E. du Gabon (6^e liste). *Adansonia, Série 2*, 20 : 235-253.
- HALLÉ, F. et MARTIN, R. (1968). — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll.-Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia*, 8 : 475-504.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. et TOMLINSON, P.B. (1978). — *Tropical trees and forests ; an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin, XVII et 441 pp.
- HALLÉ, N. (1964). — Première liste de Phanérogames et de Ptéridophytes des environs de Makokou, Kemboma et Bélinga. *Biologia gabonica*, 1 : 41-46.
- HALLÉ, N. (1965). — Seconde liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.-E. Gabon (Makokou, Bélinga et Mékambo). *Biologia gabonica*, 1 : 337-344.
- HALLÉ, N. et LE THOMAS, A. (1967). — Troisième liste de Phanérogames du N.-E. Gabon. *Biologia gabonica*, 3 : 113-120.
- HALLÉ, N. et LE THOMAS, A. (1970). — Quatrième liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.-E. Gabon (Bassin de l'Indo). *Biologia gabonica*, 6 : 131-138.
- HLADIK, A. (1978). — Phenology of leaf production in a rain forest of Gabon : distribution and composition of food for folivores. In : *The Ecology of Arboreal Folivores*. Montgomery, G.G. (Ed.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. : 51-71.
- HLADIK, A. (1982). — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 3 : 373-392.
- HLADIK, A., BAHUCHET, S., DUCATILLION, C. et HLADIK, C.M. (1984). — Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique Centrale. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 39 : 249-290.
- HLADIK, A. et HALLÉ, N. (1973). — Catalogue des Phanérogames du Nord-Est du Gabon (5^e liste). *Adansonia, Série 2*, 13 : 527-544.
- HLADIK, A. et HLADIK, C.M. (1977). — Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense ; résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie*, 31 : 515-555.

- JONES, E.W. (1950). — Some aspects of natural regeneration in the Benin rain forest. *Empire Forestry Review*, 29 : 108-124.
- LIEW, T.C. et WONG, F.O. (1973). — Density recruitment, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in virgin and logged-over forests in Sabah. *Malayan Forester*, 36 : 3-15.
- MACKEY, D. (1984). — Interaction of the Ant-Plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rain forest in Cameroun. *Biotropica*, 16 : 81-99.
- MEDINA, E., MOONEY, H.A. et VASQUEZ-YANES, C. (1984). — *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Junk Publishers, The Hague, 247 pp.
- MOONEY, H.A., BJORKMAN, O., HALL, A.E., MEDINA, E. et TOMLISON, P.B. (1980). — The study of the physiological ecology of tropical plants; current status and needs. *Bioscience*, 30 : 22-26.
- MOONEY, H.A., FIELD, C. et VASQUEZ-YANES, C. (1984). — Photosynthetic characteristics of wet tropical forest plants. In : *Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics*, Medina, E., Mooney, H.A. et Vasquez-Yanes, C. (Eds.), Junk Publishers, The Hague : 113-128.
- OBERBAUER, S.F. et STRAIN, B.R. (1984). — Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Research*, 5 : 227-232.
- PIETERS, A. (1961). — Premiers résultats de quelques études particulières sur la régénération naturelle en forêt dense équatoriale. *Comptes Rendus, 2^e Conférence sur les forêts tropicales Interafricaines*, Pointe-Noire : 158-173.
- ROLLET, B. (1974). — *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine*. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent-sur-Marne, 298 pp.
- ROSS, R. (1954). — Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasba Forest Reserve. *Journal of Ecology*, 42 : 259-282.
- WADSWORTH, R.M. et LAWTON, J.R.S. (1968). — The effect of light intensity on the growth of seedlings of some tropical tree species. *Journal of West African Scientific Association*, 13 : 211-214.
- WHITMORE, T.C. (1978). — Gaps in the forest canopy. In : *Tropical trees as living systems*, Tomlinson, P.B. et Zimmerman, M.H. (Eds.), Cambridge University Press : 639-649.

ANNEXE

Liste des plantes étudiées

Inventaires des individus en 1980 et en 1985, classés par espèce, par famille et par forme biologique; un astérisque pour les espèces communes aux deux transects dans le sous-bois non perturbé et dans le chablis; un numéro d'herbier A. Hladik (AH) pour les plantes non identifiées; pour les espèces nommées, se référer aux listes publiées pour le Nord-Est du Gabon.									
ARBRES	Inventaires				ARBRES (suite)	Inventaires			
	SOUS-BOIS		CHABLIS			SOUS-BOIS		CHABLIS	
	1980	1985	1980	1985		1980	1985	1980	1985
LEGUMINOSAE (CAESALPINIAC., MIMOSAC., PAPILIONAC.)					TYLIACEAE				
*Pentaclethra eetveldeana	15	5	8	2	*Grewia coriacea	2	0	1	0
*Scorodophloeus zenkeri	4	2	7	4	EUPHORBIACEAE				
Dialium pachyphyllum	4	4	0	-	Diospyros piscatoria	1	1	0	-
Piptadeniastrum africanum	1	1	0	-	SAPOTACEAE				
Baphia pubescens	1	1	0	-	*Cambeya boukokoensis	1	1	1	1
Milletia sp. (AH 4735)	1	1	0	-	Gambeya africana	0	-	1	1
Milletia mannii	0	-	1	1	LECYTHIDACEAE				
OLACACEAE					Petersianthus macrocarpus	0	-	2	0
*Heisteria parvifolia	3	3	2	1	MYRISTICACEAE				
Coula edulis	2	2	0	-	Pycnanthus angolensis	0	-	1	0
Strombosia grandifolia	2	2	0	-	Staudtia gabonensis	0	-	1	0
BURSERACEAE					ANACARDIACEAE				
Dacryodes klaineana	3	3	0	-	Sorindeia nitidula	0	-	1	0
Dacryodes buttneri	0	-	1	1	(AH 4679)	0	-	1	1
Santiria sp. I (AH 2986)	0	-	1	1	RUBIACEAE				
Santiria sp. II (AH 2941)	0	-	2	2	Pausinystalia macroceras	0	-	1	1
ANNONACEAE					OCHNACEAE				
*Polyalthia suaveolens	2	2	2	0	Lophira alata	0	-	1	0
Anonidium mannii	1	0	0	-	LAURACEAE				
Xylopia sp. (mort)	0	-	1	0	Beilschmiedia sp. (mort)	0	-	1	0
SAPINDACEAE					CHRYSOBALANACEAE				
*Pancovia pedicellaris	3	0	4	3	Parinari excelsa	0	-	1	0
Laccodiscus sp.	1	1	0	-	ARBUSTES				
Eriocoelum macrocarpum	0	-	1	1	STERCULIACEAE				
EUPHORBIACEAE					*Leptonychia cf. batangensis	5	4	4	2
*Plagiostyles africana	1	1	1	0	Octolobus spectabilis	2	2	0	-
Drypetes sp. (AH 4667)	2	2	0	-	RUBIACEAE				
Drypetes sp. (AH 4670)	2	2	0	-	Coffea sp. (AH 4673)	5	5	0	-
Drypetes sp. (mort)	1	0	0	-	(AH 4658)	2	2	0	-
STERCULIACEAE					(AH 4659)	2	2	0	-
*Cola rostrata	1	1	1	1	Belonophora coriacea	0	-	1	1
STYRACACEAE					Massularia acuminata	0	-	1	1
Afrostryrax lepidophyllus	7	1	0	-	Pavetta puberula	0	-	1	1
MELIACEAE					(? morts)	0	-	3	0
Trichilia sp. (AH 4736)	2	2	0	-	LECYTHIDACEAE				
Trichilia sp. (AH 4709)	0	-	2	2	*Napoleona vogelii	3	2	8	4
Trichilia sp. (mort)	0	-	2	0	PANDACEAE				
Carapa procera	1	1	0	-	*Microdesmis puberula	4	4	2	0
GUTTIFERAE									
*Garcinia sp. (AH 4669)	2	2	1	1					

ARBUSTES (suite)	Inventaires				LIANES (suite)	Inventaires			
	SOUS-BOIS		CHABLIS			SOUS-BOIS		CHABLIS	
	1980	1985	1980	1985		1980	1985	1980	1985
VIOLACEAE					PAPILIONACEAE				
* <i>Rinorea</i> sp. (AH 4716)	3	3	6	3	* <i>Dalhousiea africana</i>	10	2	18	0
THYMELEACEAE					<i>Milletia</i> sp. (AH 4737)	5	5	0	-
* <i>Dicranolepis bucholzii</i>	2	1	1	1	<i>Dalbergia</i> sp. (mort)	0	-	1	0
SAPINDACEAE					CAESALPINIACEAE				
<i>Allophyllus</i> sp. (mort)	2	0	0	-	* <i>Griffonia physocarpa</i>	3	0	3	2
<i>Chytranthus angustifolius</i>	1	1	0	-	HIPPOCRATEACEAE				
<i>Chytranthus talbotii</i>	1	1	0	-	<i>Salacia aff. elegans</i>		0		1
<i>Chytranthus</i> spp. (AH 4665 et 4674)	5	4	0	-	<i>Salacia cf. germanii</i>	11	1	10	0
(? mort)	1	0	0	-	<i>Salacia cf. mannii</i>		1		0
					<i>Salacia mayumbensis</i>		1		0
					* <i>Salacia</i> sp. (AH 4707)		3		2
APOCYNACEAE					APOCYNACEAE				
<i>Callichilia boquaertii</i>	3	2	0	-	<i>Cylindropsis parvifolia</i>	2	0	0	-
<i>Hunteria</i> sp. (AH 4717)	0	-	2	2	<i>Pycnobotrya nitida</i>	1	0	0	-
<i>Voacanga</i> sp. (mort)	1	0	0	-	(? mort)	5	0	6	0
MELIACEAE					ICACINACEAE				
* <i>Guarea glomerulata</i>	1	1	1	1	* <i>Navigeria macrocarpa</i>	1	1	4	4
<i>Turraea cabrae</i>	1	1	0	-	LOGANIACEAE				
ACANTHACEAE					<i>Strychnos phaeotricha</i>	2	2	0	-
<i>Thomandersia</i> sp.	4	2	0	-	* <i>Strychnos</i> sp. (AH 4671)	1	1	1	0
MORACEAE					ANNONACEAE				
<i>Dorstenia</i> sp. (mort)	2	0	0	-	<i>Friesodielsia</i> sp. (AH 4733)	1	1	0	-
CAPPARIDACEAE					(? morts)	1	0	2	0
<i>Ritchiea</i> sp. (AH 4688)	1	1	0	-	POLYGONACEAE				
OCHNACEAE					<i>Afrobrunnichia erecta</i>	1	0	0	-
<i>Ouvatea elongata</i>	0	-	1	0	LINACEAE				
(? mort)	0	-	1	0	<i>Hugonia</i> sp. (AH 4738)	1	1	0	-
EUPHORBIACEAE					EUPHORBIACEAE				
(AH 4711)	0	-	1	1	<i>Manniophyton fulvum</i>	0	-	9	4
LIANES					ACANTHACEAE				
DICHAPELACEAE					<i>Mendoncia lindaviana</i>	0	-	1	1
* <i>Dichapetalum insigne</i>	30	4	15	0	SOLANACEAE				
* <i>Dichapetalum integripetalum</i>		5		2	<i>Solanum terminale</i>	0	-	1	0
* <i>Dichapetalum mombuttense</i>		3		4	TILIACEAE				
CONNARACEAE					<i>Grewia</i> sp. (AH 4676)	1	1	0	-
* <i>Agelaea</i> sp. (AH 4710)	17	4	28	1	RUBIACEAE				
* <i>Castanola paradoxa</i>		5		7	<i>Sabicea</i> sp. (mort)	0	-	1	0
<i>Cnestis</i> sp. (mort)		1		0					
* <i>Roureopsis obliquifoliolata</i>	2	0	2	1					

Adresses des auteurs en 2012 :

Annette HLADIK

Attachée Honoraire au Muséum national d'histoire naturelle

UMR 7206 Éco-anthropologie et Ethnobiologie

4 avenue du Petit Château

91800 Brunoy (France)

hladik@mnhn.fr

Patrick BLANC

Chargé de Recherche au CNRS

Equipe BIOTROP

Muséum national d'histoire naturelle

4 avenue du Petit Château

91800 Brunoy (France)

murvegetal-patrickblanc@wanadoo.fr